Dennis C. Turner. — Aktivitätsmuster freilebender Rehe im Verlauf des Frühjahrs: optimale Ausnützung der Tageszeit. (Mit 1 Tabelle und 6 Abbildungen) [1].

Abt. Ethologie & Wildforschung, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Birchstrasse 95, CH-8050 Zürich.

Abstract

Activity pattern of free-ranging roe deer during Winter-Spring: optimal exploitation of daytime.—Quantitative observations on the behavior of individually marked, free-ranging, adult female roe deer were made in a cropland study area using the focal animal method. On 19 days between 4.1.77 and 26.4.77, a randomly selected animal was followed on each day throughout the entire diurnal period. On other days within the same period random 1½-minute samples of behavior were recorded on tape using an ethogram. Over the 4-month-period the number of seconds spent feeding per minute standing remained constant; over the same period, the number of minutes standing per observation minute (minute of daylight) significantly increased. This led to the conclusion that the number of seconds feeding per minute of observation (or daylight) increased over the 4 months. Between January and April, the average standing-bout-duration did not vary with daylength. The „ Rumen Fill " theory states that ruminants must keep their guts filled constantly, and are limited by how fast they can digest food, not by how fast they can obtain food. Therefore the first two results interpreted in light of the rumen fill theory should lead to an avoidance of less digestable food types as the winter progresses. Browsing on woody plants and feeding on rapes, an agricultural plant used to produce oil, decreased significantly between January and April. Since the deer select more easily digestable food types and if the assumption is correct that ruminants are limited by how fast they can clear their guts, one would expect the total amount of resting time and the average lying-bout-duration to decrease as winter progresses. Indeed this was found to be the case. Although the average standing-bout-duration remained constant, this explains further why the number of minutes standing per observation minute increased. Results are summarized in a model and discussed in terms of optimal foraging strategy theory.

Einleitung

Das Studium von Futtersuch- und Fressstrategien hat in den letzten 15 Jahren einen grossen Aufschwung erlebt (MacArthur & Pianka 1966; Schoener 1971; Norberg 1977; Pyke *et al.* 1977). Die meisten daraus resultierenden Theorien sind jedoch für eine Raubtier-Beutetier-Interaktion entwickelt worden, mit Parametern

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Gesuch Nr. 3.788.76.

wie z.B. Verfolgungszeit oder Wahrscheinlichkeit des Fangs. Solche Parameter lassen sich nicht einfach für die Pflanzenfresser anwenden, besonders nicht für grosse, nicht spezialisierte Herbivoren. Diese Tiere fressen meistens Pflanzen, die zwar häufig vorkommen, jedoch einen niedrigen Nährwert aufweisen. Aufgrund der „Pansenfülle-Theorie" (MOEN 1973; WESTOBY 1974) müssen solche Tiere ihren Magen-Darm-Trakt kontinuierlich gefüllt halten; ihr Fressverhalten wird beschränkt durch die Geschwindigkeit, mit der sie Futter verdauen, nicht durch die Geschwindigkeit, mit der sie es beschaffen können. Wenn diese Annahmen zutreffen, würde man gewisse Wirkungen auf das Aktivitätsmuster und auf das Futterwahlverhalten erwarten.

Im Rahmen eines Longitudinalprojekts über die sozioökologische Raumorganisation einer freilebenden Rehpopulation wurden im Hinblick auf eine Analyse des optimalen Fressverhaltens und der optimalen Ausnützung der Tageszeit Daten zum Aktivitätsmuster einzelner Rehe gesammelt.

MATERIAL UND METHODEN

Die vorliegenden Daten sind in einem Forschungsrevier in der Nähe von Zizers/GR zwischen dem 4. Januar und dem 26. April 1977 gesammelt worden. Das Gebiet der „Zizerserfelder" umfasst ca. 200ha und liegt westlich der SBB-Bahnlinie Landquart-Chur bis zur Autobahn N13 (Landquart-Chur). An der nördlichen Grenze des Forschungsgebietes liegt ein kleiner Waldteil. Im übrigen Gebiet bieten nur wenige Windschutzstreifen und Hecken Deckung für die Rehe während des Winters. Dieses Gebiet wird landwirtschaftlich intensiv genutzt für Getreide- und Futterbau.

Je nach Jahreszeit und Jagddruck auf die unmarkierten Tiere leben zwischen 50 und 80 Rehe im Gebiet (inkl. bewaldeter Teil im Norden). Im Lauf der Longitudinalstudie wurden in Treibaktionen gegen aufgehängte Netze verschiedentlich Tiere gefangen und mit farbigen Halsbändern mit Ziffern und farbigen Ohrmarken individuell markiert. In der Zeit der Datenaufnahme waren ca. 30 Tiere aller Alters- und Geschlechtsklassen markiert.

Um Unterschiede im Aktivitätsmuster auszuschliessen, die infolge unterschiedlicher Nährstoff- und Energiebedürfnisse von Tieren verschiedener Alters- und Geschlechtsklassen auftreten könnten, wurden **nur** adulte, individuell markierte Geissen als Fokus-Tiere (ALTMANN 1974) protokolliert. Im Lauf des Frühjahrs wurden an 19 Tagen je eine zufällig gewählte Geiss den ganzen Tag verfolgt. Neben der umfangreichen Aufnahme anderer Daten wurden die Zeiten protokolliert, zu denen das Tier im Lauf des Tages aufstand oder sich hinlegte. Nachstehend werden nur diese Daten betrachtet. Sie werden analysiert im Hinblick auf den gesamten Zeitbedarf für eine Aktivität pro Tag und im Hinblick auf die Zeitdauer eines Aktivitäts-„Bouts", wobei ein „Bout" mit der ersten Minute einer bestimmten Aktivität (z.B. Stehen) beginnt und bis zur letzten Minute dieser Aktivität dauert. Für diese Auswertung wurden nur Daten verwendet, die an Tagen aufgenommen wurden, an denen ich das Tier den ganzen Tag verfolgen konnte. Wenn das Fokus-Tier gestört wurde, berücksichtigte ich für die Berechnung der Bout-Dauer den momentanen und den darauffolgenden Aktivitäts-Bout nicht.

An 9 weiteren Tagen in der gleichen Jahreszeit wurden 1½-minütige Stichproben des Rehverhaltens auf Tonband protokolliert. Fahrrouten wurden innerhalb der Beschränkungen des Feldwegnetzes zufällig gewählt und für jedes entlang dieser Routen gefundene Reh, eine solche Verhaltensstichprobe plus umfangreiche Randdaten (z.B. Feldertyp, Distanz zur Deckung, usw.) aufgenommen.

Resultate und Diskussion

Zwischen dem 4.1. und 26.4.77 nahm die Tageslänge um ca. 5½ Stunden zu bzw. die Nachtlänge um ca. 5½ Stunden ab. In Bezug auf optimale Ausnützung der Tageszeit könnte man Aenderungen im Fressverhalten der Rehe erwarten. Zuerst wurde gefragt, ob stehende Rehe im Januar mehr (oder weniger) Sekunden pro Minute „Stehen" fressen als im April. Es wurden keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl Sekunden für Fressen pro 1½-Minuten-Stichproben zwischen 20 im Januar und 20 im April zufällig gewählten Stichproben gefunden (t-test, $t = 0{,}40$; Januar-$\bar{x} = 46.2$ Sek., $s = 23.9$; April-$\bar{x} = 43.2$ Sek., $s = 23.2$). Wenn sie stehen, verbringen die Rehe also am Anfang und am Schluss der Beobachtungsperiode gleich viel Zeit mit Fressen.

Sodann wurde gefragt: Stehen die Rehe proportional mehr an längeren Tagen als man auf grund der Zunahme der Tageslänge erwarten würde? Abb. 1 zeigt die Beziehung zwischen Minute Stehend pro Beobachtungsminute und Tageslänge. Ein Spearman-Rangtest ergab eine signifikant positive Korrelation ($r_d = +0.63$, $p < 0.01$, $n = 16$). Pro Beobachtungsminute stehen die Rehe mehr, je länger der Tag wird.

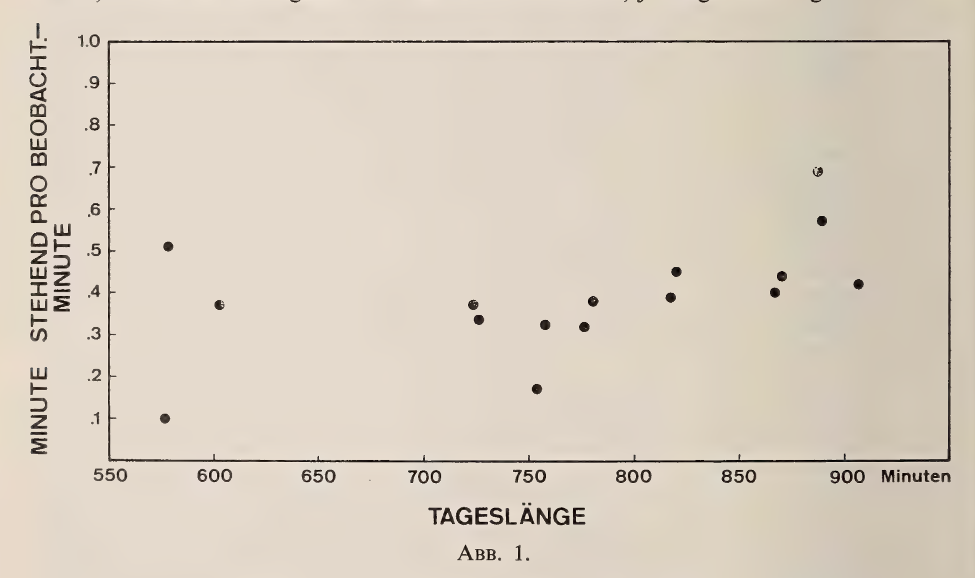


Abb. 1.

Die Beziehung zwischen Minute Stehend pro Beobachtungsminute und Tageslänge.

Diese beiden Resultate führen zum Schluss, dass die Rehe im Verlauf des Frühjahres effektiv pro Beobachtungsminute mehr fressen. Dies bestätigt die Resultate Ellenbergs (1974) für eine im Gehege gehaltene Rehpopulation.

Jetzt wissen wir, dass die Anzahl Minuten „stehend" pro Tag im Verlauf der Beobachtungsperiode zunimmt. Wie teilen sich diese Minuten in die Aktivitäts-Bouts auf? Im Grunde genommen gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder wird es im Verlauf des Frühjahrs mehr Bouts pro Tag geben und die Bout-Dauer bleibt etwa konstant, oder die Bout-Dauer wird verlängert und die Anzahl Bouts pro Tag bleibt konstant. Aus Abb. 2 ist ersichtlich, dass sich die totale Anzahl Bouts pro Tag (stehend und liegend) im Verlauf des Frühjahrs vermehrt (Spearman, $r_d = 0.91$, $p < 0.001$, $n = 16$). Entsprechend gab es zwischen der mittleren Steh-Bout-Dauer (62 Bouts auf 18 Tage) und

der Tageslänge keine Korrelation (Abb. 3., Spearman, $r_d = 0.18$, $n = 18$; $\bar{x}$ der Steh-Bout-Dauer $= 58.1$ Min., $s = 32.8$, $n = 62$).

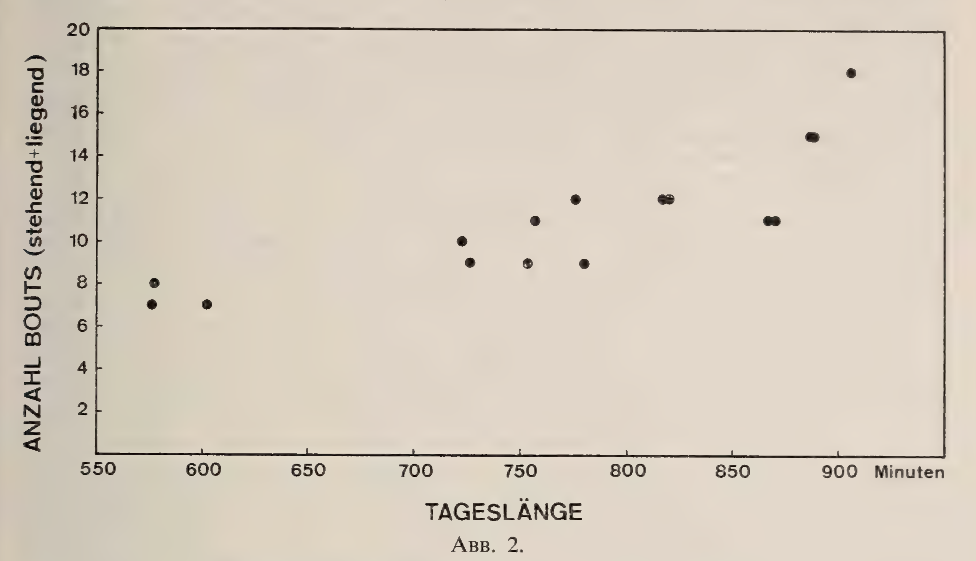


Abb. 2.

Die Beziehung zwischen Anzahl Bouts pro Tag und Tageslänge.

$\bar{x}$ DER STEH-BOUT-DAUER (IN MINUTEN)
220
200
180
160
140
120
100
80
60
40
20
550
600
650
700
750
800
850
900
Minuten
TAGESLÄNGE

Abb. 3.

Die Beziehung zwischen der mittleren Steh-Bout-Dauer und der Tageslänge.

Die „Pansenfülle-Theorie" nimmt an, dass die Wiederkäuer in ihrem Fressverhalten nicht durch die Geschwindigkeit, mit der sie Futter beschaffen können, limitiert sind, sondern durch die Geschwindigkeit, mit der sie es verdauen und den Pansen entlasten

können. Die bisher vorliegenden Resultate zeigen, dass die Rehe (1) pro Minute Stehen im Verlauf des Frühjahrs gleich viel fressen, (2) pro Beobachtungsminute im Verlauf des Frühjahrs mehr stehen und deshalb pro Beobachtungsminute effektiv mehr fressen, dass sich aber (3) die Steh-Bout-Dauer im Verlauf des Frühjahrs nicht verlängert.

Unter Berücksichtigung der Pansenfülle-Annahme und der oben erwähnten Resultate müsste dann erwartet werden, dass die Rehe durch ihr Futterwahlverhalten im Verlauf des Frühjahrs schwer verdauliche Nahrung vermeiden bzw. leicht verdauliche Nahrung vorziehen.

Diese Hypothese wurde anhand der Daten aus zwei Vegetationstypen geprüft, da im Verlauf des Frühjahrs das Flächenangebot dieser zwei Typen konstant blieb. Die Resultate liegen in Tab. I vor. Von einer totalen Reh-Beobachtungszeit von 10'215 Sekunden im Januar und 27'810 Sekunden im April verbrachten die Rehe im Januar 21%, im April nur 13% in Rapsfeldern. Zudem verbringen die Rehe im April weniger Zeit mit Fressen in Rapsfeldern als im Januar: Wenn die Zeit im Rapsfeld als 100% betrachtet wird, haben die Rehe im Januar 44%, im April nur 15% der Zeit in Rapsfeldern Raps gefressen. Es gab also einen signifikanten Unterschied zwischen Januar und April in der Benützung der Rapsfelder (χ^2-Test, $p<0.05$). Raps ist eine sehr ölhaltige Pflanzenart, die für Rehe eventuell schwer verdaulich ist. Sicher wissen wir jedoch, dass holzige Äsung, wie Baum- und Buschäste, wegen ihrem hohen Fasergehalt für den Wiederkäuer schwer verdaulich ist. Von der gesamten Rehbeobachtungszeit verbrachten die Rehe im Januar 24% und im April 19% an einem Waldrand. Entlang des Waldrandes (wieder als 100% betrachtet) haben die Rehe im Januar 6,1 im April 0,1% ihrer Zeit für das Äsen holzigen Materials gebraucht. Wiederum gab es einen signifikanten Unterschied im Verlauf des Frühjahrs: sie frassen weniger schwer verdauliches holziges Material (χ^2-Test, $p< 0.05$).

TABELLE I.

Aenderungen im Fressverhalten zwischen Januar und April

	Januar	April
RAPS		
% der totalen Beobachtungszeit in Rapsfeldern	21	13
% der Fresszeit im Rapsfeld (wenn Aufenthaltszeit im Rapsfeld 100%)	44	15
WALDRAENDER		
% der totalen Beobachtungszeit entlang den Waldrändern	24	19
% der Fresszeit von holzigem Material (wenn Aufenthaltszeit am Waldrand 100%)	6.1	0.1

Zusammenfassend kann in Bezug auf diese zwei Vegetationstypen gesagt werden, dass die Rehe ihr Futterwahlverhalten im Verlauf des Frühjahrs geändert haben: Im Fall des Äsens von holzigem Material eindeutig in Richtung Reduktion schwer verdaulicher Nahrung. Die erste Hypothese ist bestätigt.

Wenn aber die Rehe gegen den Frühling hin tatsächlich mehr leicht verdauliche Nahrung aufnehmen, würde man unter Berücksichtigung der Annahmen der Pansenfülle-Theorie erwarten, dass sich dies auf die Anzahl Sekunden Liegen pro Beobachtungsminute und auf die mittlere Liege-Bout-Dauer auswirken würde. Ein Spearman-Rangtest ergab eine signifikant negative Korrelation zwischen Minute Liegend pro Beobachtungsminute und Tageslänge (Abb. 4., $r_d = -0.63$, $p < 0.01$, $n = 16$). Wie in Abb. 5

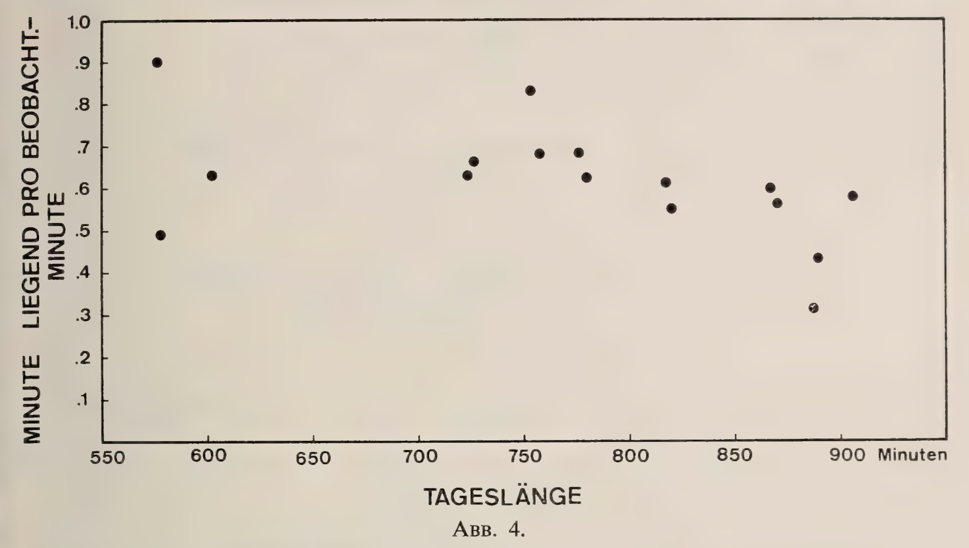


Abb. 4.

Die Beziehung zwischen Minute Liegend pro Beobachtungsminute und Tageslänge.

Abb. 5.

Die Beziehung zwischen der mittleren Liege-Bout-Dauer und der Tageslänge. (Die gestrichelte Linie impliziert keine Regressionsanalyse; sie ist nur durch die 3 Monatsdurchschnittwerte Januar, März, April, gezogen.)

dargestellt, ist auch die mittlere Liege-Bout-Dauer (65 Bouts auf 19 Tage) mit der Tageslänge signifikant negativ korreliert (Spearman, $r_d = -0.72$, $p < 0.05$, $n = 19$). Zusammenfassend sind in Abb. 6 die oben erwähnten Resultate in einem heuristischen Schema dargestellt.

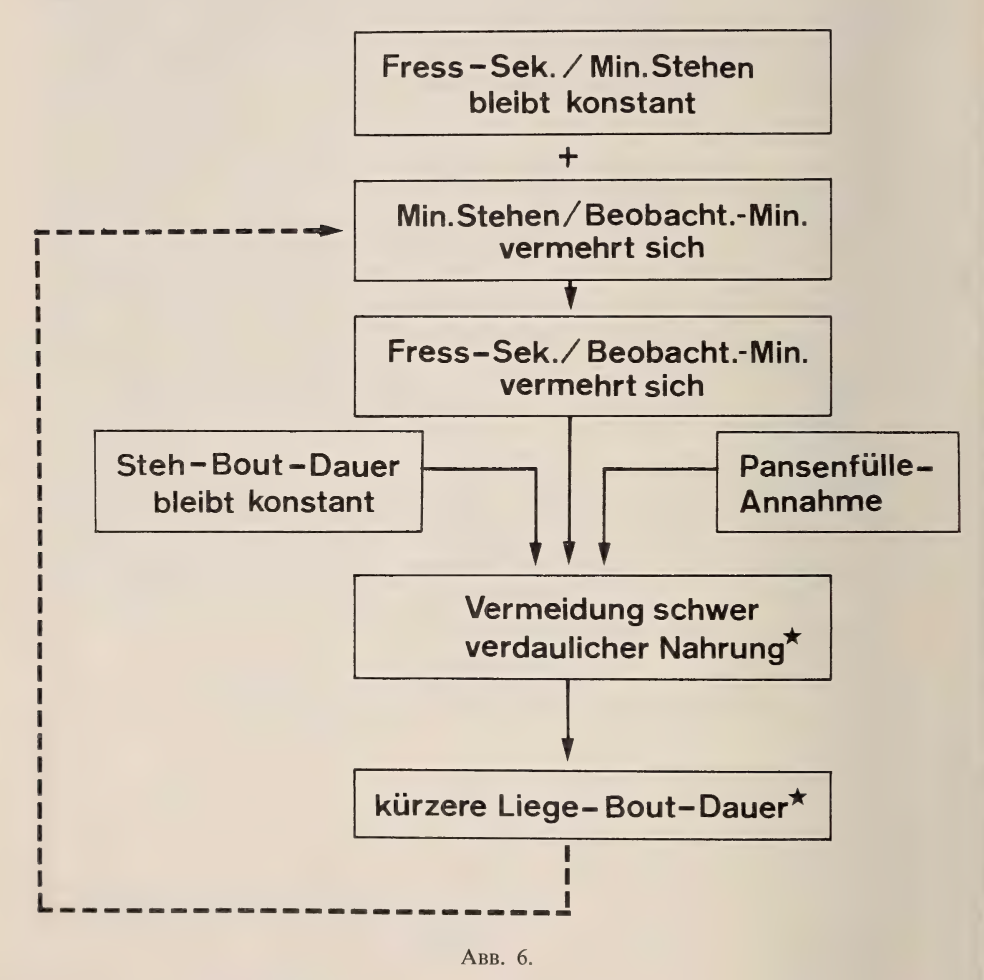


Abb. 6.

Eine heuristische Darstellung der Resultate und ihrer Interpretation.
(* = eine im Lauf der Arbeit bestätigte Hypothese.)

Es muss daran erinnert werden, dass es zwischen Liegen und Stehen eine perfekte negative Autokorrelation gibt, was zur Betrachtung des Klassischen Hühner-Ei-Dilemmas zwingt. Doch gilt es als sicher, dass adulte trächtige Geissen ein erhöhtes Energiebedürfnis haben, besonders im letzten Drittel der Trächtigkeit (Moen 1973). Sie haben zwei Strategien, um mit diesen zusätzlichen Kosten fertig zu werden: (1) mehr Energie aufnehmen, (2) Aktivitätskosten sparen, d.h. mehr liegen. In der Tat fressen sie absolut mehr und liegen absolut weniger im Verlauf des Frühjahres bzw. der Trächtigkeit. Die Befunde, dass die Anzahl Fress-Sekunden pro Minute Stehen konstant

bleibt und dass sich die Steh-Bout-Dauer nicht mit der Tageslänge verändert, sprechen dafür, dass Rehgeissen effektiv durch morphologisch-physiologische Beschränkungen des Verdauungssystems limitiert sind. (Dies ist zugleich eine Art Bestätigung der Pansenfülle-Annahme.) Der einzige Weg, der noch offen steht, ist somit die Wahl leichter verdaulicher Nahrung, was automatisch kürzere Liege-Bouts erlaubt. Die damit zusätzlich gewonnene Zeit kann dann für weitere Energieaufnahme verwendet werden.

Gesamthaft können die Resultate folgendermassen interpretiert werden:

1. Rehgeissen optimieren ihr Aktivitäts- bzw. Ruhezeitbudget nicht **direkt,** sondern sind eher durch morphologisch-physiologische Beschränkungen des Verdauungssystems gebunden.
2. Durch die Wahl bestimmter Futtertypen können die Rehe den Inhalt ihres Pansens optimal beeinflussen; wenn diese Futterwahl zur Aufnahme von leichter verdaulicher Nahrung führt, wird **indirekt** ihr Zeitbudget verändert.
3. Zukünftige Analysen der optimalen Nahrungsbeschaffungsstrategien beim Reh (ev. auch bei sämtlichen anderen Wiederkäuerarten) sollen sich auf das Verhalten, das zu einer optimalen Futterwahl und/oder Futtermischung führt, konzentrieren.

Résumé

Les résultats de cette étude peuvent être interprétés de la manière suivante:

1. Les biches n'optimisent pas directement leur budget d'activité, respectivement leur budget de repos, mais sont soumises aux contraintes morphologiques et physiologiques du système digestif.
2. Par le choix de certains types de nourriture, les chevreuils sont en mesure d'optimiser le contenu de leur panse; si ce choix de nourriture mène à l'absorption d'une nourriture plus digestive, leur budget de temps est influencé indirectement.
3. Les analyses futures de stratégies pour la procuration de nourriture chez les chevreuils (éventuellement chez toutes les espèces de ruminants) doivent se concentrer sur le comportement, qui conduit à un choix et/ou un alliage de nourriture optimal.

Verdankungen

Ich danke Herrn Dr. P. Ratti, Jagdinspektor des Kantons Graubünden, den Behörden der politischen und Bürgergemeinde Zizers, den Jägern des Bündner Patent-Jäger-Verbandes, insbesondere deren Präsidenten, Herrn J. Felix, und der Sektion Calanda (Präsident: Herr Ch. Bäder) für ihre wertvolle Unterstützung unseres Longitudinalprojektes. Viele stimulierende Diskussionen hatte ich im Lauf der Studie mit meinem Arbeitskollegen, Herrn Ch. Geiger. Für die Hilfe beim Uebersetzen dieser Arbeit und für stilistische Hinweise möchte ich Frl. J. Stocker und den Herren M. Rusterholz und H. U. Müller danken. Nicht zuletzt gilt mein Dank den Teilnehmern an einem Problemkolloquium in unserer Abteilung, insbesondere den Herren Dr. H. J. Blankenhorn und H. Sigg, für ihre Hinweise zur Auswertung.

LITERATUR

ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.

ELLENBERG, H. 1974. Beiträge zur Ökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L. 1758): Daten aus den Stammhamer Versuchsgehegen. *Dissertation, Kiel*, 133 S.

MCARTHUR, R. H. and E. R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603-609.

MOEN, A. N. 1973. Wildlife Ecology: an analytical approach. *W. H. Freeman & Co., San Francisco.* 458 pp.

NORBERG, R. Å. 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.* 46: 511-529.

PYKE, G. H., H. R. PULLIAM and E. L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Qu. Rev. Biol.* 52: 137-154.

SCHOENER, T. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. & Syst.* 2: 369-404.

WESTOBY, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.* 108: 290-304.

Moritz Rusterholz und Dennis C. Turner. — Versuche über die „Nährstoffweisheit“ beim Reh *(Capreolus capreolus)* [1]

(Mit 2 Tabellen, 5 Abbildungen 2).

Abteilung für Ethologie und Wildforschung, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Birchstrasse 95, CH-8050 Zürich.

ABSTRACT

Experiments on „nutritional wisdom" of roe deer (Capreolus capreolus).—The „nutritional wisdom hypothesis" presumes that the animal is able to distinguish between different concentrations of nutritive substances in a food. The only reference factor we can recognize, is that of food preference. This preference was tested on roe deer *(Capreolus capreolus)* by use of the two-choice preference method. The experiments were performed on four deer, held in two pairs. Non-enriched „pellets" were offered simultaneously with those enriched with protein or starch. The number of bites per food type and animal were recorded. Additionally, the weight of food eaten during the observation periods and during the night was measured.

---

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Gesuch Nr. 3.788.76.